DOI: 10.5846/stxb201509261974
景立权,赵新勇,周宁,钱晓晴,王云霞,朱建国,王余龙,杨连新.高 CO_2 浓度对杂交水稻光合作用日变化的影响——FACE 研究.生态学报,2017,37(6):2033-2044.
Jing L Q, Zhao X Y, Zhou N, Qian X Q, Wang Y X, Zhu J G, Wang Y L, Yang L X.Effect of increasing atmospheric CO_2 concentration on photosynthetic diurnal variation characteristics of hybrid rice: a FACE study.Acta Ecologica Sinica,2017,37(6):2033-2044.

高 CO_2 浓度对杂交水稻光合作用日变化的影响——FACE 研究

景立权[1],赵新勇[1],周　宁[1],钱晓晴[2],王云霞[2],朱建国[3],王余龙[1],杨连新[1,*]
1 扬州大学, 江苏省作物遗传生理国家重点实验室培育点,粮食作物现代产业技术协同创新中心, 扬州 225009
2 扬州大学, 环境科学与工程学院, 扬州 225009
3 中国科学院, 南京土壤研究所, 南京 210008

摘要:大气二氧化碳(CO_2)浓度增高导致全球变暖,但作为光合作用底物促进绿色作物的光合作用。为了明确高 CO_2浓度对杂交水稻结实期光合日变化的影响,2014 年利用稻田 FACE(Free Air CO_2 Enrichment)平台,以生产上曾创高产纪录的两个杂交稻新组合甬优 2640 和 Y 两优 2 号为供试材料,设置环境 CO_2和高 CO_2浓度(增 200 μmol/mol)两个水平,测定杂交稻抽穗期和灌浆中期光合作用日变化和成熟期生物量。结果表明,高 CO_2浓度环境下两组合抽穗期叶片净光合速率均大幅增加(全天平均 52%),但灌浆中期的平均增幅减半,其中 Y 两优 2 号这种光合下调表现更为明显。大气 CO_2浓度升高使两杂交稻组合抽穗和灌浆中期叶片气孔导度均大幅下降,导致蒸腾速率下降而水分利用效率大幅增加,Y 两优 2 号气孔导度和蒸腾速率对 CO_2的响应上午大于下午,而甬优 2640 表现相反。尽管大气 CO_2浓度升高使杂交稻结实期不同时刻胞间 CO_2浓度均大幅增加,但对气孔限制值特别是胞间 CO_2与空气 CO_2浓度之比多无显著影响,两品种趋势一致。大气 CO_2浓度升高对甬优 2640 地上部生物量及其组分的影响明显大于 Y 两优 2 号,CO_2与品种间多存在互作效应。以上结果表明,与甬优 2640 相比,Y 两优 2 号最终生产力从高 CO_2浓度环境中获益较少可能与该品种生长后期存在明显的光合适应有关,但这种光合适应似乎不是由气孔限制造成的。

关键词:杂交稻;FACE(Free Air CO_2 Enrichment);二氧化碳;光合作用;日变化;适应

Effect of increasing atmospheric CO_2 concentration on photosynthetic diurnal variation characteristics of hybrid rice: a FACE study

JING Liquan[1], ZHAO Xinyong[1], Zhou Ning[1], Qian Xiaoqing[2], WANG Yunxia[2], Zhu Jianguo[3], WANG Yulong[1], YANG Lianxin[1,*]
1 *Jiangsu Key Laboratory of Crop Genetics and Physiology, Co-Innovation Center for Modern Production Technology of Grain Crops, Yangzhou University, Yangzhou* 225009, *China*
2 *College of Environmental Science and Engineering, Yangzhou University, Yangzhou* 225009, *China*
3 *State Key Laboratory of Soil and Sustainable Agriculture, Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing* 210008, *China*

Abstract: The rising of atmospheric carbon dioxide (CO_2) concentration has been blamed for global warming, but it promotes the leaf photosynthesis of crops because CO_2 is the main substrate for photosynthesis. In order to understand the effect of elevated CO_2 concentration on diurnal courses of CO_2 uptake of hybrid rice, a paddy field experiment utilizing free

基金项目:国家自然科学基金面上项目(31571597,31371563,31171460);国家自然科学基金国际(地区)合作与交流项目(31261140364);中国博士后科学基金资助项目(2015M581870);江苏省博士后科研资助计划(1501077C);江苏高校优势学科建设工程项目资助
收稿日期:2015-09-26; **网络出版日期**:2016-08-02

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: lxyang@ yzu.edu.cn

air CO_2 enrichment (FACE) technology was undertaken to determine diurnal courses of leaf photosynthesis at heading and middle grain filling stages, and its association with the final productivity of rice at maturity. Two hybrid rice variety Yongyou 2640 (YY 2640) and YLiangyou No.2 (YLY 2) were grown in the ambient CO_2 and the elevated CO_2 concentration (200 μmol/mol above ambient) from plant transplanting until grain maturity. Elevated CO_2 concentration significantly increased net photosynthetic CO_2 assimilation of flag leaves of two hybrids by 52% on average at heading, but the enhancement was reduced to half at the middle grain filling stage. This photosynthesis acclimation was more pronounced in YLY 2. Elevated CO_2 concentration significantly decreased stomatal conductance of two hybrids at both heading and grain filling stages, resulting in lower transpiration and higher water use efficiency. Greater CO_2 responses of leaf transpiration and stomatal conductance were observed in the morning for YLY 2, but YY 2640 showed higher CO_2 effects in the afternoon. Growth at elevated CO_2 concentration significantly increased intercellular CO_2 concentration, but had no clear effects on the ratio of intercellular to air CO_2 concentration and stomata limitation value, and the same trend was observed for the two varieties. The CO_2 effects on the above-ground biomass and its components were greater in YY 2640 than YLY 2, and it was reflected in the significant CO_2 by variety interactions. The results indicated that compared with YY 2640, the lower CO_2 gain on final productivity of YLY 2 might result from photosynthesis acclimation at the late growth stage, and this down-regulation in leaf photosynthesis was not caused by stomatal limitation.

Key Words: hybrid rice; FACE (Free Air CO_2 Enrichment); carbon dioxide (CO_2); photosynthetic; diurnal variation; adaptation

大气二氧化碳(CO_2)浓度持续增高是全球气候变化最为突出和确定的现象之一。大气 CO_2浓度已从工业革命前的 280 μmol/mol 不断增高,至今已突破 400 μmol/mol 大关,并且增长速度越来越快[1]。尽管采用各种各样的减排措施,预计 2050 年大气中的 CO_2浓度仍将达到 470—570 μmol/mol[2],2100 年最高将增至 936 μmol/mol[3]。作为光合作用的底物,空气中 CO_2浓度增高是全球变化中极少数对农作物生产力有正向作用的因子之一[4-5]。

根据粮食和农业组织(FAO)表示,大米养活地球上一半人口,是第二大最有价值的作物,也是种植规模第三大作物。随着世界人口不断增长,需要更多的大米养活人口。杂交稻产量潜力大、抗逆性强,自 20 世纪 70 年代在我国大面积推广以来,为解决中国粮食安全问题发挥了不可替代的作用。已有少量研究表明,杂交稻生长和产量对 CO_2的响应明显大于常规稻,这为未来稻作生产展示了很好的前景[6-8]。但这种高应答是否具有普遍性?其内在机制是什么?令人意外的是这方面的研究非常有限,而已有的研究多以单一品种为试验对象[9-12]。水稻(C_3作物)光合作用是对环境因子比较敏感的重要生化过程,这一过程对高 CO_2浓度的响应和适应很大程度上决定了水稻的最终增产潜力。无论是气室和 FACE(Free Air CO_2 Enrichment)研究,目前大气 CO_2浓度升高对常规水稻光合作用的影响已有不少报道[7,13-14]),但报道的光合参数较少且主要聚集常规水稻[15-16]。据作者所知,高 CO_2浓度环境下杂交稻光合响应的日变化尚未见报道。一般来说,短期 CO_2熏蒸使水稻的光合作用增强,但长期生长于 CO_2富集环境下会出现光合适应(acclimation)或下调(down-regulation)现象[7,13],杂交稻大田生长后期是否亦存在光合适应现象?品种间是否存在差异?明确这些问题对更新未来稻作生产的预测模拟,制订应对策略具有重要意义。

与气室不同,FACE 试验基于标准的作物管理技术,在空气自由流动的大田条件下对作物表现进行研究,提供了对未来作物生长环境的真实模拟[17]。由于 FACE 系统的独特性,这一技术一经出现(1989),便在全球气候变化研究中得到广泛应用[4, 17-18]。1998 年,FACE 技术被日本科学家首次用于稻田生态系统的研究[19],2001 年中国通过国际合作建成稻田 FACE 实验平台[20],该平台迄今为止已连续运行了 15a[14],并取得重要进展[6,7]。本试验以生产上最新育成的曾创高产纪录的籼粳杂交稻甬优 2640 和杂交籼稻 Y 两优 2 号[21]为材

料，利用这一稻田开放系统模拟本世纪中叶大气 CO_2浓度，研究其对高产杂交稻光合作用日变化和物质积累量的影响，以期为高 CO_2浓度环境下最大化杂交稻生产力提供新的理论依据。

1　材料与方法

1.1　试验地点与平台

本实验于 2014 年在中国稻田 FACE 平台上进行，该试验平台位于江苏省扬州市小纪镇良种场试验田内（119°42′0″E，32°35′5″N）。实验土壤类型为清泥土，年均降水量 980 mm 左右，年蒸发量大于 1100 mm，年平均温度约 14.9 ℃，年日照时间大于 2100 h，年平均无霜期 220 d，耕作方式为-冬闲单季种植。土壤理化性质：有机碳 18.4 g/kg，全氮 1.45 g/kg，全磷 0.63 g/kg，全钾 14.0 g/kg，速效磷 10.1 mg/kg，速效钾 70.5 mg/kg，砂粒（2—0.02 mm）578.4 g/kg，粉砂粒（0.02—0.002 mm）285.1 g/kg，粘粒（< 0.002 mm）136.5 g/kg，容重 1.16 g/cm^3，pH 7.2。平台共有 3 个 FACE 试验圈和 3 个对照（Ambient）圈。FACE 圈之间以及 FACE 圈与对照圈之间的间隔>90 m，以减少 CO_2释放对其它圈的影响。FACE 圈设计为正八角形，直径 12 m，平台运行时通过 FACE 圈周围的管道向中心喷射纯 CO_2气体，利用计算机网络对平台的 CO_2浓度和水稻冠层温度进行监测和控制，根据大气中的 CO_2浓度、风向、风速、作物冠层高度的 CO_2浓度自动调节 CO_2气体的释放速度和方向，使水稻主要生育期 FACE 圈内 CO_2浓度保持比大气环境高 200 μmol/mol。对照田块没有安装 FACE 管道，其余环境条件与自然状态一致[12]。平台熏气时间为 6 月 28 日至 10 月 26 日，每日熏气时间为日出至日落，熏蒸期间对照圈平均 CO_2浓度为（371.9±2.0）μmol/mol，FACE 圈实际 CO_2处理浓度为（571.9±0.3）μmol/mol，FACE 圈较对照圈平均增加（199.2±1.9）μmol/mol。水稻生育期内温度及光照有效辐射变化情况见图 1。

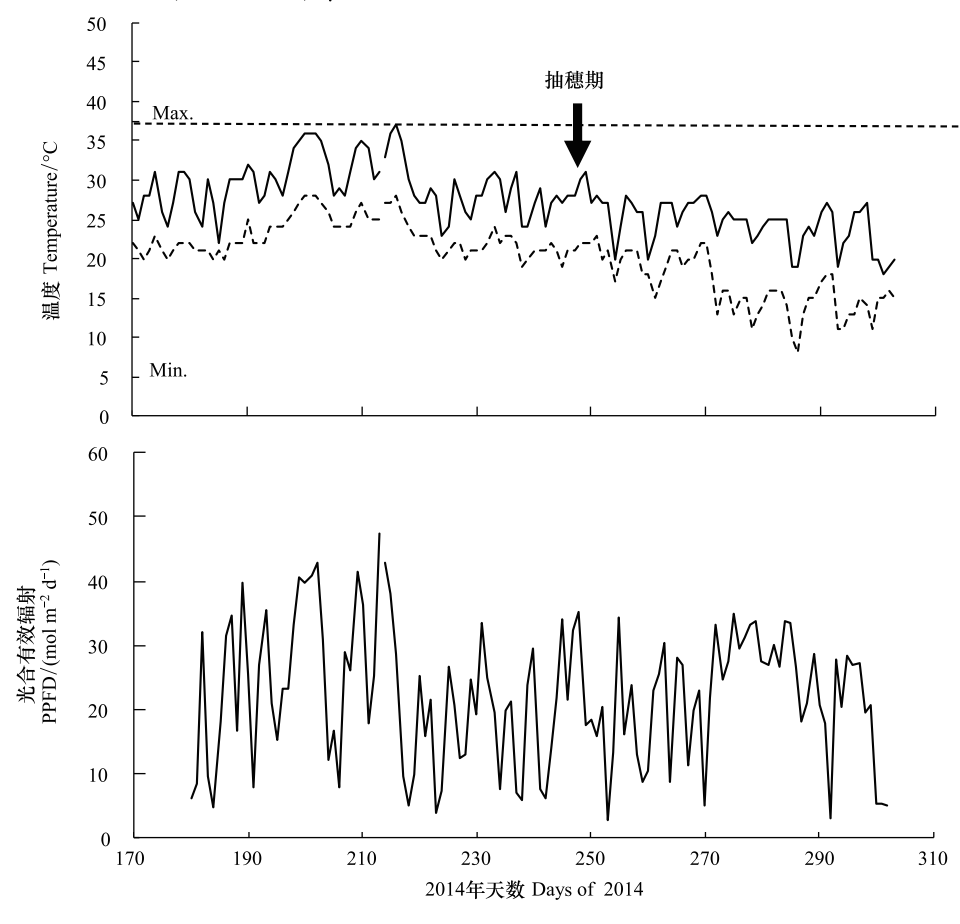


图 1　2014 年水稻生育期内温度及光合有效辐射变化情况

Fig.1　The change of maximum and minimum temperature, and daily integral of photosynthetic photon flux density (PPFD) during the entire growth period of rice in 2014

1.2 试验处理和材料培育

本试验为裂区试验设计,主区为 CO_2 处理,设置大气环境 CO_2 浓度(Ambient CO_2)和高 CO_2 浓度(Elevated CO_2,比环境 CO_2 浓度高 200 μmol/mol);裂区为两个杂交新组合,分别为甬优 2640(籼粳杂交稻)和 Y 两优 2 号(杂交籼稻,2013 年被农业部核定为超级稻品种)。

大田旱育秧,5 月 20 日播种,6 月 21 日移栽,单本栽插(每穴 1 株)。总施氮量为 22.5 g/m^2,采用复合肥(有效成分 N:P_2O_5:K_2O = 15%:15%:15%,下同)和尿素(含氮率 46.7%,下同)配合施用。其中基肥占 40%(6 月 20 日),分蘖肥(6 月 28 日)和穗肥(7 月 25 日)均占 30%。总施 P、K 肥均为 9 g/m^2,采用复合肥,全作基肥施用。水分管理:6 月 21 日—7 月 20 日保持水层(约 3 cm),7 月 21 日—8 月 10 日多次轻搁田(自然落干后保持 3d→灌水 1d→干旱 4d→灌水 1d,如此 4d 干旱 1d 灌水反复),8 月 11 日—收获前 10 日间隙灌溉(3d 保水 2d 干旱)之后断水至收获。其它管理亦按高产田标准和要求执行。

1.3 测定内容与方法

(1)光合作用参数 在水稻抽穗期选择生长一致的植株记号标记,分别在抽穗期及穗后 24 d,从 9:30—17:30 每隔 2h,采用 LI-6400 xt 光合测定系统(LI-COR 公司,美国)测定净光合速率(*Pn*)、胞间 CO_2 浓度(*Ci*)、气孔导度(*Gs*)、蒸腾速率(*Tr*)、叶片胞间与周围空气 CO_2 浓度之比等光合作用相关参数,并计算叶片瞬时水分利用效率(WUE=*Pn*/*Tr*);气孔限制值(*Ls*)= 1-叶片胞间与周围空气 CO_2 浓度之比。测定时采用 CO_2 小钢瓶(LI-COR 公司,美国)控制 Ambient 圈 CO_2 浓度为 380 μmol/mol 及 FACE 圈 CO_2 浓度为 580 μmol/mol。利用系统自配 LED 红蓝光源补光,光量子通量设定为 1200 μmol m^{-2}s^{-1}。测定剑叶叶片中上部的上表面,每处理连续测定 2—3 株取平均值。

(2)干物质重量 参照本课题前期已报道的方法[22]:于水稻成熟期(即试验区 80%植株进入黄熟期),根据连续 40 穴田间普查的单穴平均茎蘖数,各小区取代表性植株 6 穴。取样时保护好易折断的器官,将植株分为叶片、茎鞘和稻穗等部位,各部位器官 105 ℃ 杀青 30 min、70 ℃ 烘至恒重后(约 72 h)称量干重。地上部干重(g/m^2)= 叶片+茎鞘+稻穗干重(g/m^2)。

1.4 统计分析

本试验所有数据均以 Excel 2013 处理和图表绘制。采用一般线性模型,以 SPSS 22.0 进行方差分析,采用 Duncan 法作多重比较,显著水平设 $P\leq0.01$、$P\leq0.05$、$P\leq0.1$、$P>0.1$, 分别用 * * 、* 、+和 ns 表示。

2 结果与分析

2.1 高 CO_2 浓度对杂交稻净光合速率的影响

处理和对照水稻叶片净光合速率(*Pn*)变化曲线均呈现出单峰,最高峰出现在 9:00 或 11:00,尤其是在 13:30 以后,*Pn* 明显下降(图 2)。叶片同一时刻 *Pn* 随生育进程明显下降,两品种趋势一致。两组合比较,多数情况下甬优 2640 叶片平均 *Pn* 大于 Y 两优 2 号,两测定时期趋势一致。高 CO_2 浓度使两组合抽穗期各时刻测定的叶片 *Pn* 均大幅增加,但抽穗后 24 d 的响应明显变小:两品种全天平均,抽穗和抽穗 24 d *Pn* 的增幅分别为 51%和 27%(图 2)。两组合比较,抽穗期各时刻叶片 *Pn* 对 CO_2 的响应种间差异较少,但抽穗 24 d 甬优 2640 的响应能力明显大于 Y 两优 2 号:高 CO_2 浓度使甬优 2640 在 9:30、11:30、13:30 和 15:30 叶片 *Pn* 平均分别增加 39%、26%、30%和 13%,除最后 1 次外均达 0.01 显著水平,但 Y 两优 2 号只有 11:30 叶片 *Pn* 的增幅达 0.05 显著水平(图 2 和表 1)。

2.2 高 CO_2 浓度对杂交稻气孔导度的影响

两品种叶片气孔导度(*Gs*)的日变化与 *Pn* 相似,两期处理和对照叶片 *Gs* 均以 9:00 或 11:00 *Gs* 最高(图 3)。抽穗后 24 d 各时刻平均 *Gs* 小于抽穗期(甬优 2640)或与抽穗期相近(Y 两优 2 号)。高 CO_2 浓度使供试组合各测定时刻 *Gs* 均明显下降,两品种全天平均,抽穗期和抽穗后 24 d 分别下降 29%和 31%;但从整个日变化进程看,两品种的响应模式差异很大,特别是抽穗后 24 d,Y 两优 2 号上午两个测定时段的响应明显

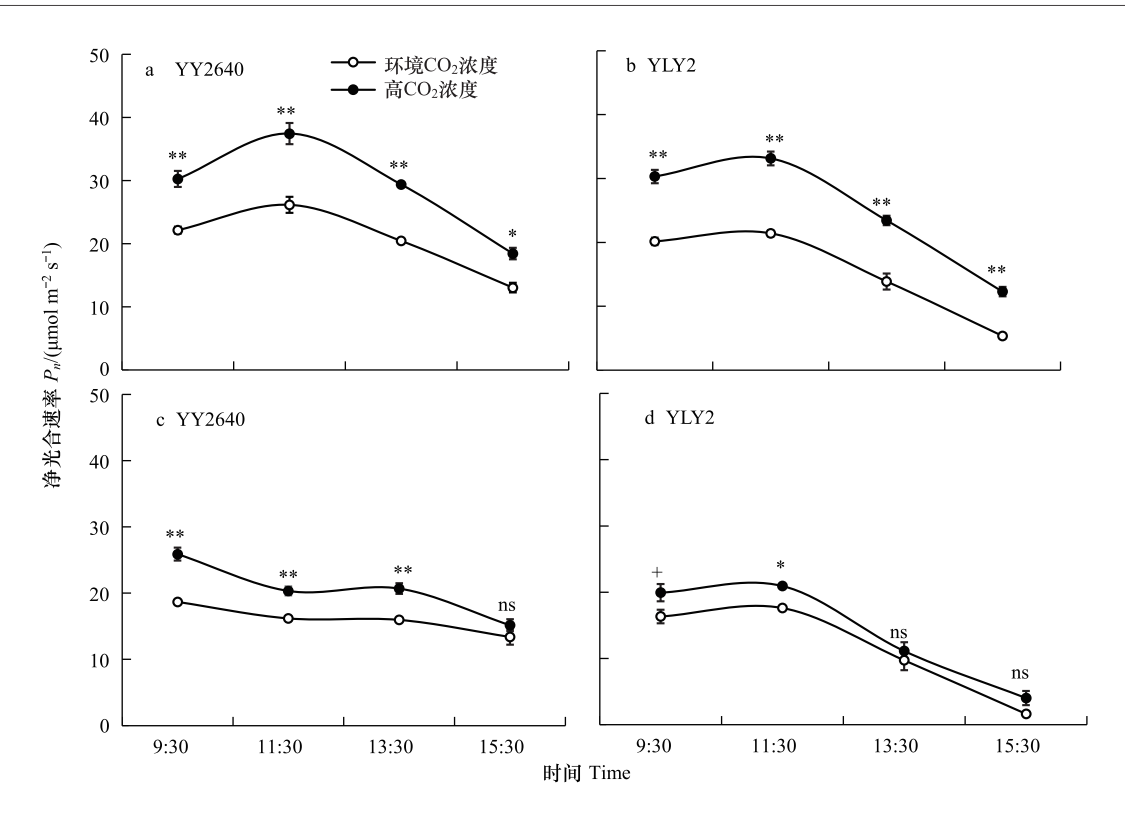


图 2　高 CO_2浓度对杂交稻抽穗期(a,b)和抽穗后 24 d(c,d)不同时刻剑叶净光合速率(*P*n)的影响

Fig.2　Effect of elevated CO_2 concentration on diurnal courses of net photosynthetic CO_2 assimilation (*P*n) of the flag leaf of hybrids at heading (a,b) and 24 days after heading (c,d)

数据为平均值±标准误, Date is mean±SE ($n=3$);ns: 不显著 non-significance, $P>0.1$;+ $P\leqslant0.1$; * $P\leqslant0.05$; ** $P\leqslant0.01$; YY2640, 甬优 2640; YLY2, Y 两优 2 号

表 1　高 CO_2浓度对杂交稻抽穗期和抽穗后 24 d 剑叶光合参数影响的方差分析

Table 1　Analysis of variance for photosynthetic parameters of the flag leave of hybrids in response to elevated CO_2 concentration at heading and 24 days after heading

指标 Index	交差分析 Anove	抽穗期 Heading stage				抽穗后 24 d 24 d after heading			
		9:00	11:30	13:30	15:30	9:00	11:30	13:30	15:30
*P*n	CO_2	<0.01*	<0.01*	<0.01*	<0.01*	<0.01*	<0.01*	<0.01*	<0.01*
	Variety (V)	0.41	0.01*	0.00*	<0.01*	0.01*	0.08*	<0.01*	<0.01*
	CO_2×V	0.35	0.63	0.69	0.14	0.11	0.46	0.40	0.53
*G*s	CO_2	<0.01*	0.03*	<0.01*	0.16	<0.01*	<0.01*	0.03*	<0.01*
	Variety (V)	<0.01*	<0.01*	<0.01*	0.01*	<0.01*	<0.01*	0.13	<0.01*
	CO_2×V	0.85	0.97	<0.01*	0.33	<0.01*	<0.01*	0.15	0.01*
*T*r	CO_2	0.01*	0.12	<0.01*	0.22	0.01*	0.02*	0.07	0.02*
	Variety (V)	<0.01*	<0.01*	<0.01*	<0.01*	<0.01*	<0.01*	0.01*	<0.01*
	CO_2×V	0.13	0.62	0.15	0.29	0.33	0.03*	0.21	0.06
WUE	CO_2	<0.01*	<0.01*	<0.01*	<0.01*	<0.01*	<0.01*	<0.01*	<0.01*
	Variety (V)	<0.01*	0.03*	<0.01*	0.02*	<0.01*	<0.01*	0.01*	<0.01*
	CO_2×V	0.01*	0.07	0.01*	0.13	0.11	0.84	0.16	0.85
*C*i	CO_2	<0.01*	<0.01*	<0.01*	<0.01*	<0.01*	<0.01*	<0.01*	<0.01*
	Variety (V)	<0.01*	<0.01*	<0.01*	0.33	<0.01*	<0.01*	0.02*	<0.01*
	CO_2×V	0.01*	<0.01*	0.02*	0.83	0.25	0.62	0.10	0.91

*P*n:净光合速率 net photosynthetic rates;*G*s:气孔导度, stomatal conductance;*T*r:蒸腾速率, transpiration rate;WUE:水分利用效率, water use efficiency;*C*i:叶片胞间 CO_2浓度, internal cellular CO_2 concentration; * *P* 值表示差异达 0.05 以上显著水平

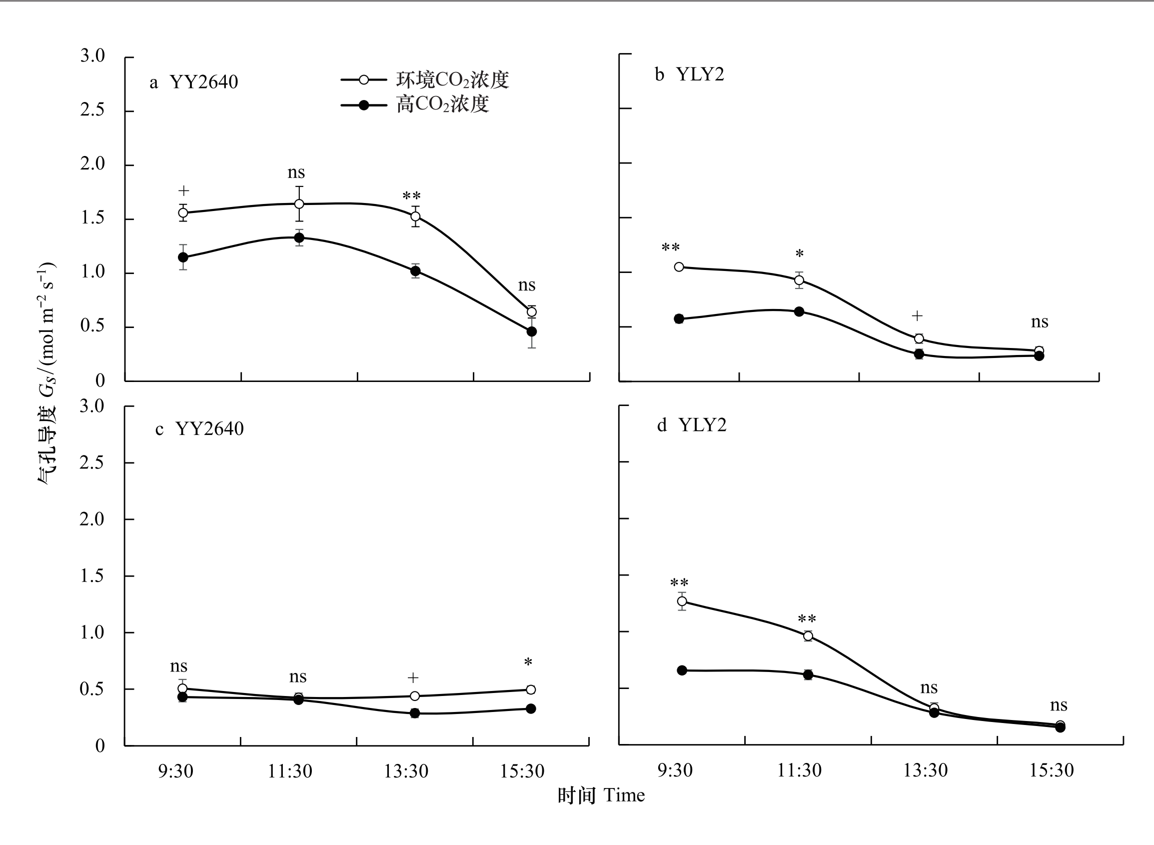


图 3 高 CO_2浓度对杂交稻抽穗期(a,b)和抽穗后 24 d(c,d)不同时刻叶片气孔导度(*Gs*)的影响

Fig.3 Effect of elevated CO_2 concentration on diurnal courses of stomatal conductance (*Gs*) of the flag leaf of hybrids at heading (a,b) and 24 days after heading (c,d)

大于下午,而甬优 2640 呈相反趋势(图 3)。CO_2处理与品种对抽穗后 24 d 不同时刻叶片 *Gs* 均有不同程度互作效应(表 1)。

2.3 高 CO_2浓度对杂交稻蒸腾速率的影响

处理和对照水稻叶片蒸腾速率(*Tr*)日变化亦呈单峰曲线,最高峰出现在 11:00 或 13:30,两个生育时期趋势基本一致(图 4)。抽穗后 24 d 各时刻叶片 *Tr* 明显小于(甬优 2640)或接近于(Y 两优 2 号)抽穗期对应时刻。两品种比较,抽穗期不同时刻叶片平均 *Tr* 均为甬优 2640 大于 Y 两优 2 号,但抽穗后 24 d 因不同时刻而异。高 CO_2浓度环境下伴随叶片 *Gs* 下降(图 3),*Tr* 亦随之下降,但降幅明显小于前者:两品种全天平均,抽穗期、抽穗后 24 d 叶片 *Gs* 均下降 12%,不同时刻变幅分别为 8%—16% 和 9%—14%,多达 0.1 以上显著水平(表 1)。两品种 *Tr* 对 CO_2响应的快慢差异较大:甬优 2640 上午响应明显小于下午,但 Y 两优 2 号相反,抽穗期和抽穗后 24 d 趋势一致(图 4)。方差分析表明,CO_2与品种的互作对抽穗后 24 d 11:30 和 15:30 *Tr* 的影响分别达 0.05 和 0.1 显著水平(表 1)。

2.4 高 CO_2浓度对杂交稻水分利用效率的影响

处理和对照水稻叶片水分利用效率(WUE)无一致的日变化规律(图 5)。Y 两优 2 号抽穗期不同时刻叶片 WUE 明显大于抽穗后 24 d,但甬优 2640 两期对应时刻 WUE 的差异较小。高 CO_2浓度使水稻各时刻 WUE 均显著或极显著增加:抽穗期和抽穗后 24 d 全天平均分别增加 86%、49%,随生育期推移增幅明显减少,两组合表现一致(图 5)。两组合比较,Y 两优 2 号抽穗期 WUE 对 CO_2的响应明显大于甬优 2640,表现在 CO_2与品种间互作多达 0.1 以上显著水平,而抽穗 24 d 两品种无明显差异(图 5 和表 1)。

2.5 高 CO_2浓度对杂交稻胞间 CO_2浓度的影响

叶片胞间 CO_2浓度(*Ci*)的测定结果列于图 6 和表 1。11:30 和 13:30 测定的叶片 *Ci* 总体上略小于每期起始和最后的测定值。抽穗和抽穗 24 d 平均 *Ci* 差异较小,两组合表现一致。高 CO_2浓度使稻叶各时刻 *Ci* 均

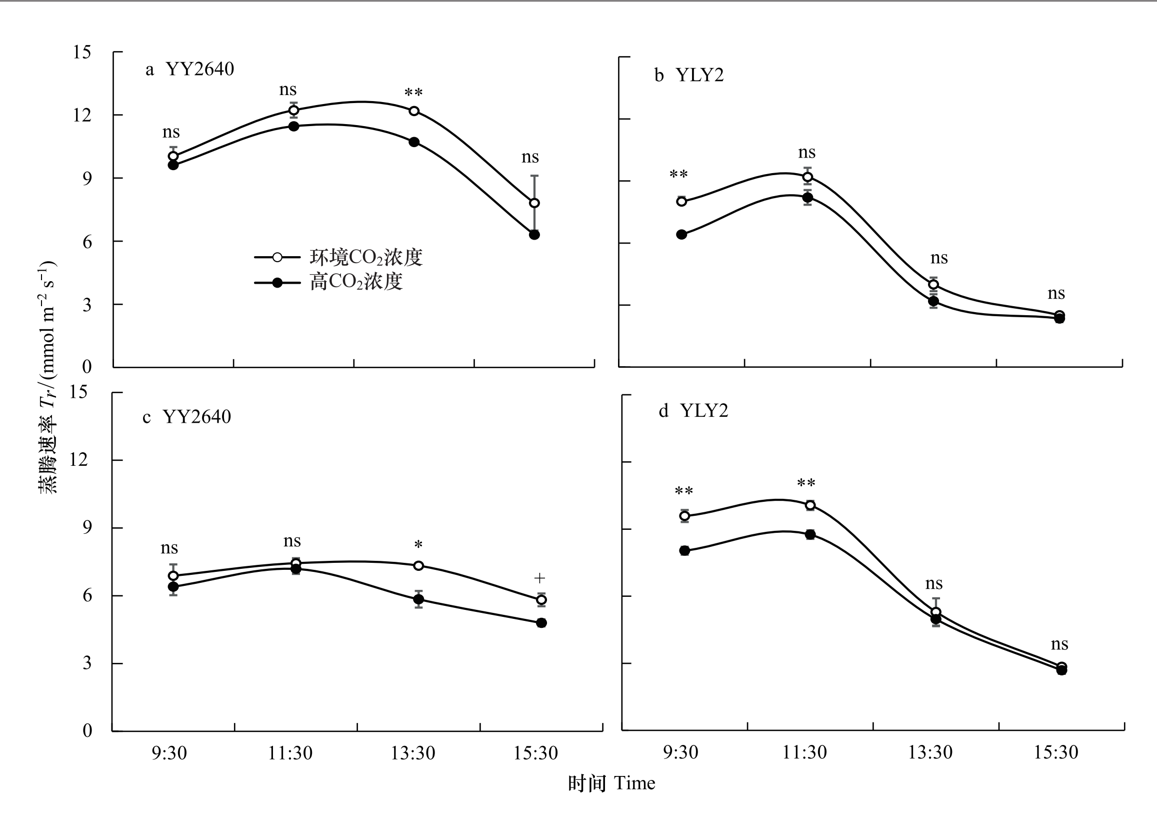


图 4　高 CO_2 浓度对杂交稻抽穗期(a,b)和抽穗后 24 d(c,d)不同时刻剑叶蒸腾速率(*Tr*)的影响

Fig.4　Effect of elevated CO_2 concentration on diurnal courses of transpiration rate (*Tr*) of the flag leaf of hybrids at heading (a,b) and 24 days after heading (c,d)

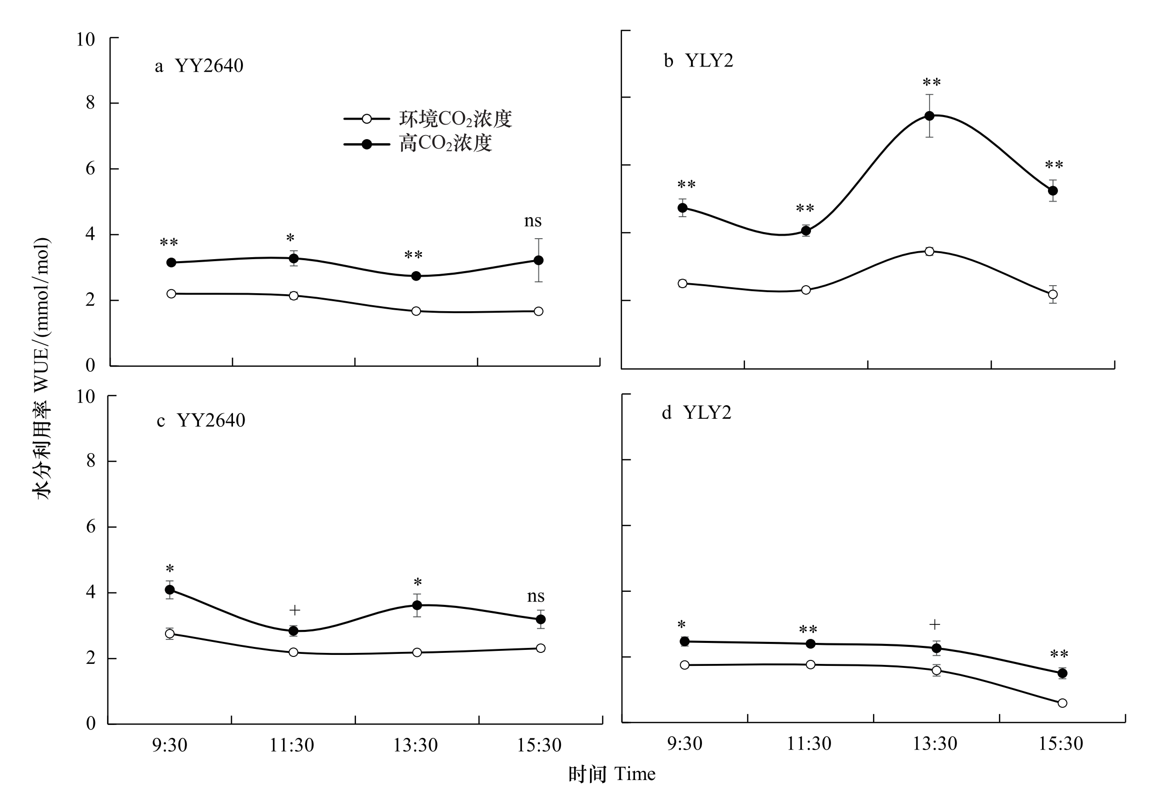


图 5　高 CO_2 浓度对杂交稻抽穗期(a,b)和抽穗后 24 d(c,d)不同时刻水分利用效率(WUE)的影响

Fig.5　Effect of elevated CO_2 concentration on diurnal courses of water use efficiency (WUE) of the flag leaf of hybrids at heading (a,b) and 24 days after heading (c,d)

大幅增加:抽穗期和抽穗后 24 d 全天平均分别增加 43%(P<0.01)和 50%(P<0.01);抽穗期甬优 2640 Ci 对 CO_2的响应明显大于 Y 两优 2 号,但抽穗后 24 d 两组合的响应没有差异(图 6)。CO_2与品种对抽穗期不同时刻 Ci 多存在明显的互作效应,但灌浆中期两因子间没有互作效应(表 1)。

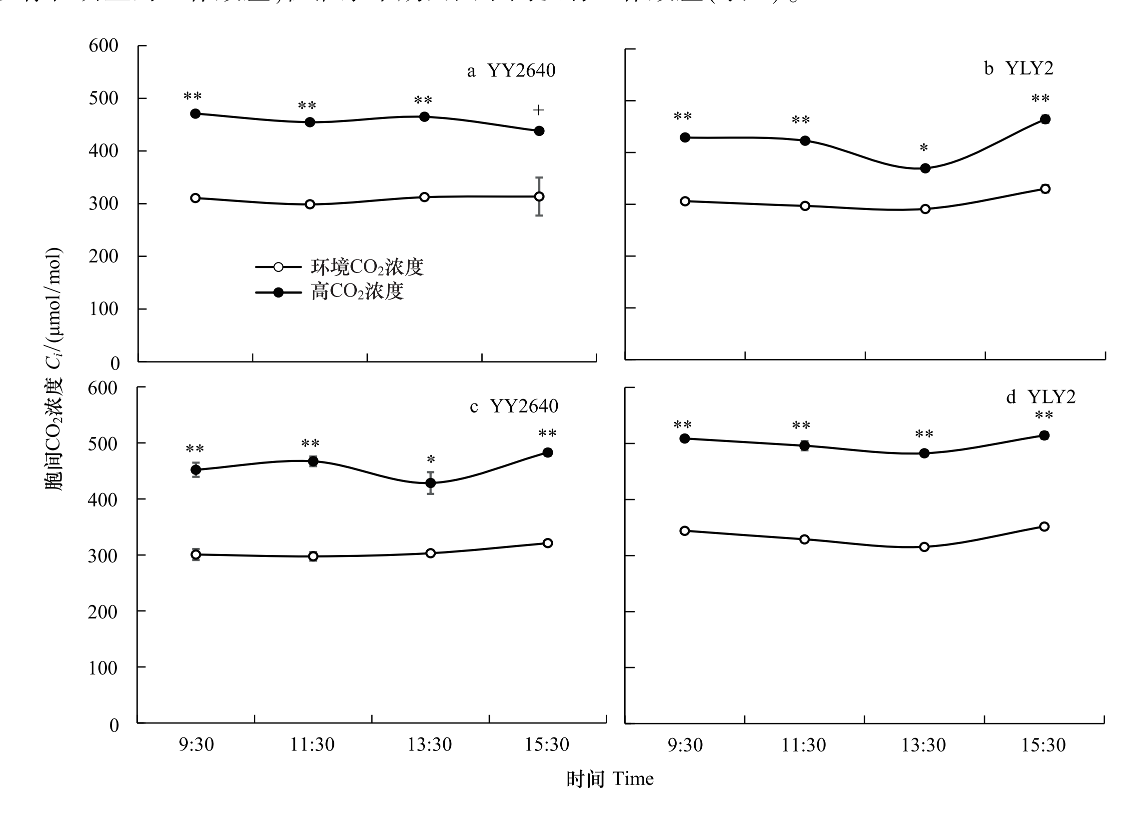


图 6 高 CO_2浓度对杂交稻抽穗期(a,b)和抽穗后 24 d(c,d)不同时刻剑叶胞间 CO_2浓度(Ci)的影响

Fig.6 Effect of elevated CO_2 concentration on diurnal courses of internal cellular CO_2 concentration (Ci) of the flag leaf of hybrids at heading (a,b) and 24 days after heading (c,d)

2.6 高 CO_2浓度对杂交稻胞间 CO_2与空气 CO_2浓度之比和气孔限制值的影响

叶片胞间 CO_2与空气 CO_2浓度之比(Ci/Ca)和叶片气孔限制值(Ls)不同测定时刻的差异均较小,抽穗期和抽穗后 24 d 趋势一致(表 2)。高 CO_2浓度对抽穗期和抽穗后 24 d 各测定时刻水稻叶片 Ci/Ca 均略有增加,相应地 Ls 稍有下降,但多未达显著水平。CO_2与品种的互作对不同时刻 Ci/Ca 和 Ls 均无显著影响,两测定时期趋势一致(表 2)。

表 2 高 CO_2浓度对杂交稻抽穗期和抽穗后 24 d 不同时刻剑叶胞间 CO_2与空气 CO_2浓度之比(Ci/Ca)以及气孔限制值(Ls)的影响

Table 2 Effect of elevated CO_2 concentration on diurnal courses of the ratio of intercellular to air CO_2 concentration (Ci/Ca) and stomata limittion value (Ls) of the flag leaf of hybrids at heading and 24 days after heading

指标 Index	品种 Variety	CO_2	抽穗期 Heading stage				抽穗后 24 d 24 d after heading			
			9:00	11:30	13:30	15:30	9:00	11:30	13:30	15:30
Ci/Ca	YY2640	Ambient CO_2	0.89±0.00	0.87±0.01	0.89±0.00	0.88±0.00	0.81±0.01	0.81±0.01	0.77±0.02	0.85±0.00
		Elevated CO_2	0.89±0.01	0.87±0.01	0.86±0.01	0.78±0.04	0.79±0.02	0.78±0.00	0.83±0.01	0.84±0.01
	YLY2	Ambient CO_2	0.87±0.01	0.86±0.01	0.8±0.00	0.89±0.02	0.91±0.00	0.87±0.01	0.85±0.01	0.89±0.00
		Elevated CO_2	0.82±0.02	0.85±0.02	0.79±0.02	0.83±0.01	0.88±0.00	0.86±0.01	0.85±0.01	0.9 ±0.00
	ANVOA	CO_2	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns	ns
		Variety (V)	**	ns	**	ns	**	**	**	**
		CO_2×V	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	**
Ls	YY2640	Ambient CO_2	0.11±0.00	0.13±0.01	0.11±0.00	0.12±0.00	0.19±0.01	0.19±0.01	0.23±0.02	0.15±0.00

续表

指标 Index	品种 Variety	CO_2	抽穗期 Heading stage				抽穗后 24 d 24 d after heading			
			9:00	11:30	13:30	15:30	9:00	11:30	13:30	15:30
		Elevated CO_2	0.11±0.01	0.13±0.01	0.14±0.01	0.22±0.04	0.21±0.02	0.22±0.00	0.17±0.01	0.16±0.01
	YLY2	Ambient CO_2	0.13±0.01	0.14±0.01	0.2±0.00	0.11±0.02	0.09±0.00	0.13±0.01	0.15±0.01	0.11±0.00
		Elevated CO_2	0.18±0.02	0.15±0.02	0.21±0.02	0.17±0.01	0.12±0.00	0.14±0.01	0.15±0.01	0.1 ±0.00
	ANVOA	CO_2	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns	ns
		Variety (V)	**	ns	**	ns	* *	**	**	* *
		CO_2×V	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	* *

ns: 不显著 non-significance; * P≤0.05; * * P≤0.01

2.7　高 CO_2浓度对成熟期地上部及各器官生物量的影响

成熟期地上部及各器官生物量测定结果列于图 7。两品种平均,高 CO_2浓度使成熟期地上部生物量平均增加 271 g/m^2,增幅达 12.6%,达显著水平。尽管对照圈两组合地上部生物量没有差异,但对 CO_2的响应存在明显的差异:高 CO_2浓度使甬优 2640 和 Y 两优 2 号地上部生物量分别增加 24.9%和 1.3%,前者达显著水平。两品种平均,高 CO_2浓度使茎鞘和稻穗生物量平均增加 9.0%(P=0.15)和 17.3%(P<0.01),但使叶片干重略降。从不同品种看,高 CO_2浓度环境下甬优 2640 叶片、茎鞘和稻穗生物量均呈明显的增加趋势,增幅达 16%—29%,但对 Y 两优 2 号各器官生物量均无显著影响。方差分析表明,CO_2与品种互作对地上部、叶片以及稻穗生物量的影响均达到或接近 0.05 显著水平(图 7)。

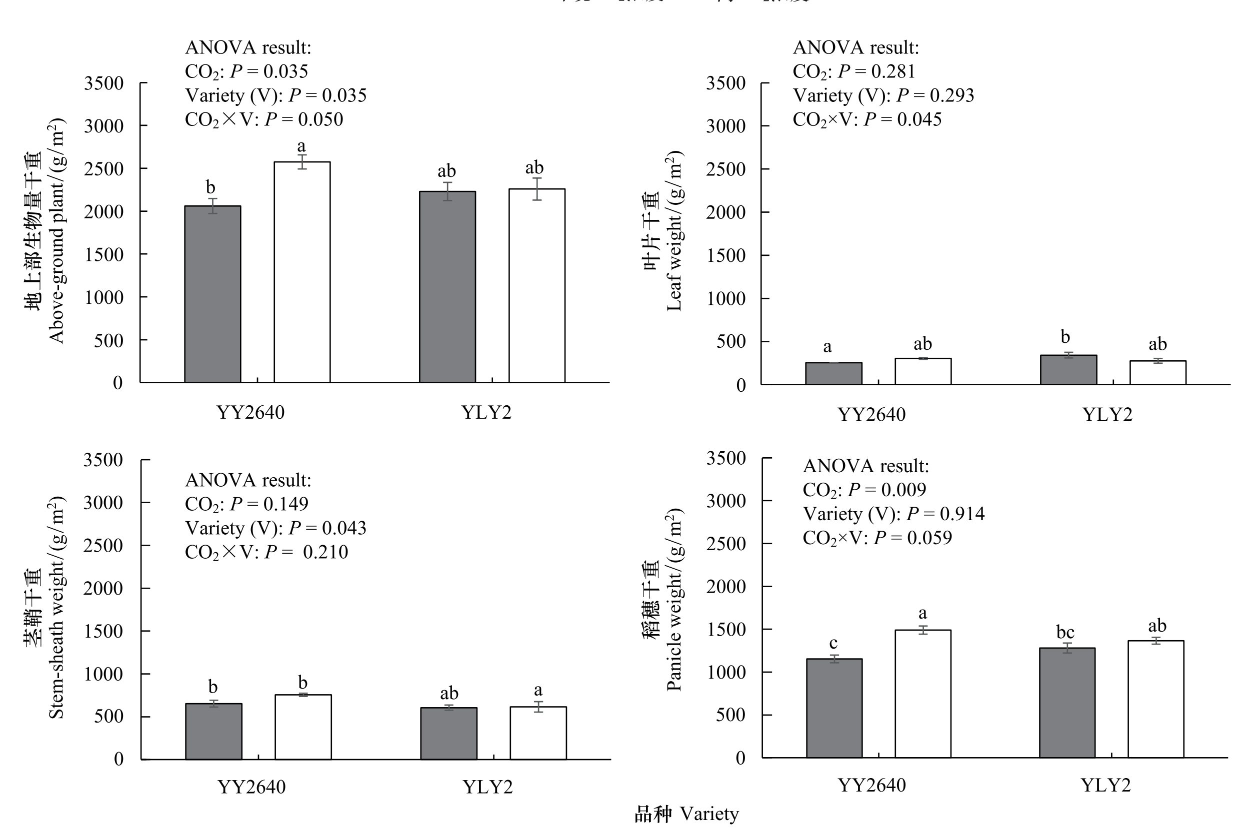


图 7　高 CO_2浓度对杂交稻结实期地上部总生物量、叶片、茎鞘和稻穗生物量的影响

Fig.7　Effect of elevated CO_2 concentration on dry weight of above-ground plant, leaf, stem-sheath and panicle

同一图中不同字母表示在 0.05 水平上差异显著

3 结论与讨论

选育响应能力强但产量低的品种是没有多大意义的,因此更需要了解的是目前稻作生产中的高产品种是否还具有较高的响应能力。本研究选用超高产杂交稻组合甬优 2640 和 Y 两优 2 号为供试材料,首次利用作物 FACE 技术开展杂交稻光合日变化的研究。成熟期测定显示,对照圈生长的甬优 2640 和 Y 两优 2 号每 667 m^2稻穗干重分别达 770 kg 和 855 kg(图 7),远高于本省[23]和全国的平均水稻产量水平[24-25]。

气室和 FACE 数据表明,多数情况下水稻长期处于高 CO_2浓度环境中会出现光合适应现象[7,13-14]。本试验表明,两组合全天平均,CO_2浓度增加 200 μmol/mol 使抽穗和灌浆中期剑叶 *Pn* 分别增加 51%和 27%,后者约为前者的二分之一,表现出明显的光合下调;从不同组合看,抽穗期两组合 *Pn* 对 CO_2的绝对和相对响应差异均较小,但灌浆中期表现出明显的品种差异:甬优 2640 剑叶 *Pn* 的响应能力总体上明显大于 Y 两优 2 号,前者不同时刻响应多达显著水平,后者多未达显著水平(图 2)。高 CO_2浓度环境下 Y 两优 2 号较甬优 2640 表现出更为明显的光合下调现象,这种差异可能与总颖花量的响应差异有关。同一平台另一伴随试验的测定结果表明,高 CO_2浓度使总颖花量平均分别增加 33%($P<0.01$)和 7.7%($P=0.06$)。FACE 水稻库容(即总颖花量)增幅越大,对光合产物需求亦越大,进而有助于减缓对光合的反馈抑制[16,18],这可能是甬优 2640 灌浆中期 *Pn* 仍有较强响应能力的重要原因。

大气 CO_2浓度增加时,植物叶片能主动降低 *Gs* 以适应这种环境的变化。Cure 和 Acock 对气室试验的综述表明,在水分和氮素充足、CO_2浓度为 550 μmol/mol 的条件下,水稻叶片 *Gs* 平均减少 18%[26]。本文的 FACE 研究表明,两品种全天不同时刻平均,CO_2浓度增加 200 μmol/mol 使供试组合抽穗期和灌浆中期平均下降 29%和 31%,其中甬优 2640 分别平均下降 26%和 22%,Y 两优 2 号分别平均下降 36%、37%(图 3)。本文 FACE 研究观察到的叶片 *Gs* 对 CO_2的响应要大于气室试验(封闭或半封闭条件),Y 两优 2 号表现更为明显。这种响应的差异到底是由于熏蒸手段的不同造成的,还是与供试材料不同有关? 作者认为还需更多的试验证据,尽管其它作物上亦有类似报道[4-5]。有趣的是,从响应日变化看,本研究发现甬优 2640 *Gs* 对 CO_2的响应均较 Y 两优 2 号明显滞后,因此上午两个测定时段 *Gs* 的响应 Y 两优 2 号明显大于甬优 2640,而下午则刚好相反,不同时刻 CO_2与品种的互作效应亦证明了这一点(图 3 和表 1)。这一现象亦与 *Pn* 响应的日变化相一致:甬优 2640 *Pn* 对 CO_2的响应上午总体上大于下午,而 Y 两优 2 号有相反趋势(图 2)。以上结果提示,在研究水稻光合响应时,不同处理相同(近)时间测定的重要性。

与前人研究结果一致[15],高 CO_2浓度环境下,供试材料不同时间测定的胞间 CO_2浓度(*Ci*)的水平大幅增加(图 6)。但不同的是,叶片气孔限制值(*Ls*)特别是胞间 CO_2与空气 CO_2浓度之比(*Ci*/*Ca*)对 CO_2的响应多未达显著影响,两组合趋势一致,表现在不同时间 CO_2与品种间多无互作效应(表 2)。高 CO_2浓度环境下稻叶的光合下调可归因于气孔限制(如气孔数量和开度等)和非气孔限制(如酶活力和光合组分等)。本试验数据表明,尽管两组合 FACE 圈叶片的 *Gs* 明显低于对照圈叶片,但叶片 *Ci*/*Ca* 和 *Ls* 对 CO_2均无显著响应,这说明气孔限制可能不是供试杂交组合特别是 Y 两优 2 号灌浆中期叶片光合下调的决定因素。同一 FACE 研究对稻叶含氮率的测定结果表明,高 CO_2浓度使 Y 两优 2 号抽穗期和抽穗后 24 d 叶片含氮率平均分别下降 7%和 26%,均达显著水平,但甬优 2640 对应时期叶片含氮率尽管稍有下降,但未达显著水平(待发表)。据此,我们推测 FACE 圈 Y 两优 2 号明显的光合适应现象很可能是非气孔因子造成的,即叶肉细胞内一些参与光合作用的酶(如 Rubisco)活性和含量的降幅明显大于甬优 2640,因为低氮水平会导致这些光合酶的活性和浓度降低,后者被认为高 CO_2浓度环境下作物光合下调的主要原因[27-29]。

大气 CO_2浓度升高对叶片 *Gs* 的影响亦反映在水分利用上。高 CO_2浓度导致的 *Gs* 下降使气孔阻力增加,减少叶片对水蒸气的导度,所以尽管冠层温度升高(数据未列出),单位叶面积蒸腾作用的强度也会降低[4]。本研究表明,高 CO_2浓度使供试组合各测定时刻蒸腾速率(*Tr*)均呈下降趋势,平均降幅为 12%(图 4)。与 *Gs* 响应日变化一致(图 3),甬优 2640 叶片 *Tr* 对 CO_2的响应上午小于下午,而 Y 两优 2 号相反,两个测定时期一

致(图 4)。高 CO_2浓度使叶片 *Pn* 升高而 *Tr* 下降,因此,两杂交组合不同时间水分利用效率(WUE)均大幅增加,抽穗期增幅明显大于抽穗后 24 d(图 5)[15]。叶片 *Tr* 和 WUE 对 CO_2的响应品种间差异较小,表现 CO_2与品种间多无互作效应(表 1)。以上结果说明,高 CO_2浓度环境下两品种的抗旱能力均明显增强。已有综述表明,C_4作物亦有类似表现[5]。

高 CO_2浓度通过影响光合作用,最终影响干物质生产。水稻对 CO_2响应的基因型差异在气室[30-31]和 FACE 研究中[32]均有报道,但这些研究多以常规稻为供试对象。与光合适应结果一致,本研究成熟期测定数据表明,CO_2与品种对地上部生物量有显著的互作效应,甬优 2640 生长对高 CO_2浓度的响应能力明显大于 Y 两优 2 号,地上部不同组分(叶片、茎鞘和稻穗)亦有相似趋势(图 7)。结合光合数据可知,未来高 CO_2环境对杂交稻生产力的影响因品种而异,响应小的组合(如 Y 两优 2 号)结实期光合下调明显强于响应大的组合(如甬优 2640)。这种品种间差异可能并非气孔限制所致,而是参与光合作用的相关酶等非气孔因子造成的,但其确切的生物学机制及其调节途径还需进一步的探索。

致谢:感谢中国科学院南京土壤研究所刘钢、唐昊冶和朱国新老师对 FACE 系统的日常维护。

参考文献(References):

[1] NOAA. Trends in atmospheric carbon dioxide. (2014-10-5) [2014-12-30]. http://www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/global.html.

[2] Fisher B, Nakicenovic N, Alfsen K, Corfee Morlot J, de la Chesnaye F, Hourcade J C et al. Issues related to mitigation in the long term context.// In Climate Change 2007: Mitigation. Contribution of Working Group III to the Fourth Assessment Report of the Inter-governmental Panel on Climate Change. Edited by Metz L A M B, Davidson O R, Bosch P R and Dave R. Cambridge, UK. 2007:169-250.

[3] IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). The Physical Science Basis // Lisa V A, Simon K A, Nathaniel L B, eds. Contribution of Working Group Ⅰ to the Fifth Annual Assessment Report of the IPCC. Cambridge UK: Cambridge University Press, 2013:29-29.

[4] Kimball B A, Kobayashi K, Bindi M. Responses of agricultural crops to free-air CO_2 enrichment. Advances in Agronomy, 2002, 77:293-368.

[5] 王云霞, 杨连新, Remy Manderscheid, 王余龙. C_4作物 FACE(free air CO_2 enrichment)研究进展. 生态学报, 2011, 31(5):1450-1459.

[6] 杨连新, 王云霞, 朱建国, 王余龙. 十年水稻 FACE 研究的产量响应. 生态学报, 2009, 29 (3):1486-1497.

[7] 杨连新, 王云霞, 朱建国, Toshihiro Hasegawa, 王余龙. 开放空气中 CO_2浓度增高 (FACE) 对水稻生长和发育的影响. 生态学报, 2010, 30 (6):1573-1585.

[8] Wang J Y, Wang C, Chen N N, Xiong Z Q, Wolfe D, Zou J W. Response of rice production to elevated [CO_2] and its interaction with rising temperature or nitrogen supply: a meta-analysis. Climatic Change, 2015, 130:529-543.

[9] Liu H J, Yang L X, Wang Y L, Huang J Y, Zhu J G, Wang Y X, Dong G C, Liu G. Yield formation of CO_2-enriched hybrid rice cultivar Shanyou 63 under fully open-air field conditions. Field Crops Research, 2008, 108:93-100.

[10] Yang L X, Liu H J, Wang Y X, Zhu J G, Huang J Y, Liu G, Dong G C, Wang Y L. Yield formation of CO_2-enriched inter-subspecific hybrid rice cultivar Liangyoupeijiu under fully open-air field condition in a warm sub-tropical climate. Agriculture, Ecosystems and Environment, 2009, 129: 193-200.

[11] Yang L X, Liu H J, Wang Y X, Zhu J G, Huang J Y, Liu G, Dong G C, Wang Y L. Impact of elevated CO_2 concentration on inter-subspecific hybrid rice cultivar Liangyoupeijiu under fully open air field conditions. Field Crops Research, 2009, 112:7-15.

[12] 赖上坤, 周三妮, 顾伟锋, 庄时腾, 周娟, 朱建国, 杨连新, 王余龙. 二氧化碳、施氮量和移栽密度对汕优 63 产量形成的影响——FACE 研究. 农业环境科学学报, 2014, 33 (5):836-843.

[13] 杨连新, 王余龙, 黄建晔, 杨洪建, 刘红江. 开放式空气 CO_2浓度增高对水稻生长发育影响的研究进展. 应用生态学报, 2006, 17(7): 1331-1337.

[14] 景立权, 赖上坤, 王云霞, 杨连新, 王余龙. 大气 CO_2浓度和温度互作对水稻生长发育影响的研究进展. 生态学报, 2016, DOI:10.5846/stxb201412272588.

[15] 邵在胜, 赵轶鹏, 宋琪玲, 贾一磊, 王云霞, 杨连新, 王余龙. 大气 CO_2和 O_3浓度升高对汕优 63 叶片光合作用的影响. 中国生态农业学报, 2014, 22(4):422-529.

[16] Zhu C W, Zhu J G, Cao J, Jiang Q, Liu G, Ziska L H. Biochemical and molecular characteristics of leaf photosynthesis and relative seed yield of two contrasting rice cultivars in response to elevated [CO_2]. Journal of Experimental Botany, 2014, 65(20):6049-6056

[17] Long S P, Ainsworth E A, Leakey A D B, Nosberger J, Ort D R. Food for Thought: Lower-than-expected crop yield stimulation with rising CO_2

concentrations. Science, 2006, 312:1918-1921.

[18] Sun J D, Yang L X, Wang Y L, Ort D R. FACE-ing the global change:Opportunities for improvement in photosynthetic radiation use efficiency and crop yield (A research review). Plant Science, 2009, 177:511-522.

[19] Kobayashi K, Okada M, Kim H Y, Lieffering M, Miura S, Hasegawa T. Paddy rice responses to free-air [CO_2] enrichment. // Nosberger J, Long S P, Norby R J, Stitt M, Hendrey G R, Blum H Eds, Ecological Studies Series, Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2006, 187:87-104.

[20] 刘钢, 韩勇, 朱建国, 冈田益己, 中村浩史, 吉本真由美. 稻麦轮作 FACE 系统平台 I. 系统结构与控制. 应用生态学报, 2002, 13 (10): 1253-1258.

[21] 彭玉林, 李鸿, 何森林, 姜国泉, 吴朝晖, 闻尉宏, 袁隆平. Y 两优 2 号在安徽舒城低海拔地区"百亩方"单产突破 12.5 t/hm^2栽培技术. 杂交水稻, 2013, 28(6):50-52.

[22] 赖上坤, 庄时腾, 吴艳珍, 王云霞, 朱建国, 杨连新, 王余龙. 大气 CO_2浓度和温度升高对超级稻生长发育的影响. 生态学杂志, 2015, 34(5):1253-1262.

[23] 沈陈华. 气象因子对江苏省水稻单产的影响. 生态学报, 2015, 35(12):4155-5167.

[24] 彭少兵. 对转型时期水稻生产的战略思考. 中国科学:生命科学, 2014, 44(8):845-850.

[25] 朱德峰, 张玉屏, 陈惠哲, 向镜, 张义凯. 中国水稻高产栽培技术创新与实践. 中国农业科学, 2015, 48(17):3404-3414

[26] Cure J D, Acock B. Crop responses to carbon dioxide doubling:A literature survey. Agricultural and Forest Meteorology, 1986, 38:127-145.

[27] Moore B D, Cheng S H, Sims D and Seemann J R. The biochemical and molecular basis for photosynthetic acclimation to elevated atmospheric CO_2. Plant Cell Environment, 1999, 22:567-582.

[28] Rogers A, Humphries S W. A mechanistic evaluation of photosynthetic acclimation at elevated CO_2. Global Change Biology. 2000, 6:1005-1011.

[29] Sakai H, Hasegawa T, Kobayashi K. Enhancement of rice canopy carbon gain by elevated CO_2 is sensitive to growth stage and leaf nitrogen concentration. New Phytologist, 2006, 170:321-332.

[30] Ziska L H, Manalo P A, Ordonez R A. Intraspecific variation in the response of rice (*Oryza sativa* L.) to increased CO_2 and temperature:growth and yield response of 17 cultivars. Journal of Experimental Botany, 1996, 47 (9):1353-1359.

[31] Moya T B, Ziska L H, Namuco O S, Olszyk D. Growth dynamics and genotypic variation in tropical, field-grown paddy rice (*Oryza sativa* L.) in response to increasing carbon dioxide and temperature. Global Change Biology, 1998, 4(6):645-656.

[32] Hasegawa T, Sakai H, Tokida T, Nakamura H, Zhu C, Usui Y, Yoshimoto M, Fukuoka M, Wakatsuki H, Katayanagi N, Matsunami T, Kaneta Y, Sato T, Takakai F, Sameshima R, Okada M, Mae T, Makino A. Rice cultivar responses to elevated CO_2 at two free-air CO_2 enrichment (FACE) sites in Japan. Functional Plant Biology, 2013, 40:148-159.